Vol. 8, No. 3 en 4, pag. 33-72 1 November 1943

BASTERIA

TIJDSCHRIFT VAN DE NEDERLANDSCHE
MALACOLOGISCHE VEREENIGING

Over Inversodontie bij Cycladen.

door

J. G. J. KUIPER (Bilthoven).

Bij de bewerking van het *Pisidium*-materiaal uit verschillende binnenlandsche collecties, viel mijn aandacht op een bepaalde slotafwijking, waarover wel sporadisch meldingen in buitenlandsche literatuur te vinden zijn, doch die in Nederland tot voor kort nog niet bekend was. Het betreft hier het verschijnsel van het inverteeren der denticulatie. [1])

Bij de genera *Pisidium* en *Sphaerium* vindt men drie tandgroepen, de antero-lateralia, de cardinalia en de postero-lateralia, welke in het normale slot als volgt over beide kleppen verdeeld zijn: links, één a-tand, twee c-tanden, één p-tand; rechts, twee a-tanden, één c-tand en twee p-tanden. In het inversodonte slot evenwel komen in de rechterklep in zuiver spiegelbeeld één of meer tandgroepen van de normale linkerklep voor, terwijl de linkerklep het spiegelbeeld van de normale rechterdenticulatie vertoont. Aan deze inversie kunnen één, twee of alle drie de tandgroepen deelnemen, waarbij zich in theorie de volgende mogelijkheden voordoen:

partiëele inversodontie	1 tandgr.	I.	inversie der a-tanden.
		II.	„ „ c-tanden.
		III.	„ „ p-tanden.
	2 tandgr.	IV.	„ „ a + c tanden.
		V.	„ „ a + p tanden.
		VI.	„ „ c + p tanden.
totale inversodontie,	3 tandgr.	VII.	„ „ a + c + p tanden.

1) Engelsche en Amerikaansche auteurs spreken van „reversed hinges"; ter vermijding van een omschrijving stel ik hier de term „inversodontie" voor.

In werkelijkheid zijn mij slechts de volgende gevallen uit eigen waarneming bekend:

III. *Inversie der postero-lateralia* (afb. 5a, 5b):

1. P. amnicum (Müll), 1 ex. Denekamp. Aug. 1926 [Nat. Hist. Mus. Rotterdam];
2. id. 1 R. klep, Vecht bij Uitermeer, 19.XII.1932 [Coll. Prins];
3. id. 1 ex. IJsselmeer, Uitmonding Ganzendiep. 24.VIII.1942 [Coll. m.];
4. P. cinereum Alder, 1 ex. Meulunteren, De Valk, 8.VIII.1935, leg. C. O. v. R. Altena [Coll. Prins];
5. id. 1 ex. voorts 2 R- en 4 L-kleppen in dezelfde populatie, Renesse (Schouwen), 26.VIII.1942, leg. J. G. J. K. [Coll. m.];
6. P. henslowanum (Shepp.), 1 ex. Rauwerderhem bij Irnsum, 14.IX. 1925, leg. T. v. B. Jutting [Moll. Comité];
7. id. 1 ex Neder-Hemert (Gld.), Maas, 22.VIII, 1933, leg. H. v. d. Maaden [Rijks Museum Nat. Hist., Leiden];
8. P. obtusale C. Pr., 1 ex. Veen bij Soest, Juni 1911 [Coll. Schepman];
9. id. 1 ex. met tot 0 gereduceerde c 4. Schoondijke 1918, leg. Jhr. W. C. van Heurn [Moll. Comité];
10. id. 1 ex. Valkenswaard, Deelshurk, Aug. 1931, [Coll. A. J. Jansen];
11. id. 1 ex. Slootje bij Stenerdink, Aug. 1932, [Zoöl. Museum Amsterdam];
12. id. 1 ex. Vragender Veen bij Winterswijk, 12.V. 1934, leg. J. Prins [Coll. Dr. C. O. v. R. Altena];
13. id. 1 ex. Oost-Voorne, Rockanje, Branddijkpoeltje, Juni 1934, leg. J. Henrard [Coll. Dr. J. Th. H.];
14. id. 1 ex. Texel, Laanweg, 13.VII.1937, leg. J. J. ter Pelkwijk [Zoöl. Mus. Amsterdam], (fig. 5a en 5b);
15. id. 1 ex. Maarheeze (N.B.), 2.VI.1942, leg. J. G. J. K. [Coll. m.];
16. P. nitidum Jenyns, 1 ex. Naardermeer, Boomtocht, 1.V.1923, vide „Basteria", Vol. 7, p. 65;
17. id. 1 R-klep, Veengoot bij Halle, 20.VII.1940, [Coll. m.];
18. P. subtruncatum Malm, 1 ex. Veen bij Soest, Juni 1911, [Coll. Schepman];

IV. *Inversie der antero-lateralia en cardinalia* (afb.3, 6a, 6b):

19. P. amnicum (Müll.), 1 ex. Engelen (N.Br.), 10.VIII.1932, leg. H. v. d. Maaden [Rijks Museum Nat. Hist. Leiden], (fig. 6a en 6b.);
20. P. cinereum Alder var. humeriformis Stelfox, 1 L-klep, Oegstgeest, bij Abtspoel, leg. G. G. Wissema [Coll. id.];

21. P. obtusale C. Pf., 1 L-klep, Wild a. d. Maas, 29.V.1938, [Coll. Prins], (fig. 3);
22. P. supinum A. Schmidt, 1 L-klep, IJsselmeer, Kraggenburg, 5.VII. 1939 [Zoöl. Mus. Amsterdam];

VII. *Inversie van alle tandgroepen* (afb. 1a, 1b):

23. P. amnicum (Müll.), 1 R-klep, Vecht bij Uitermeer, 9.XII.1932 [Coll. Prins];
24. P. cinereum Alder, 1 ex. Budel (N.Br.), 8.V.1942, leg. J. G. J. K. [Coll. m.];
25. P. obtusale C. Pf., 1 L-klep met tot 0 gereduceerde a 3, Maarheeze (N.Br.), 2.VI.1942, leg. J. G. J. K. [Coll. m.].

In aanmerking genomen de omstandigheid, dat ik de laatste drie jaar vele duizenden exemplaren van enkele honderden vindplaatsen op de denticulatie onderzocht, valt te concludeeren, dat dergelijke spiegelbeeldvormingen in Nederland vrij zeldzaam zijn, terwijl uit de bovenstaande gegevens voorts is op te maken, dat de inversie der postero-lateralia relatief het meest algemeen is.

Dit eerste komt overeen met de resultaten van Victor Sterki in Amerika (1898, l.c. p. 118), die op „probably thousands" Pisidiums slechts enkele gevallen van „reversed hinges" aantrof en wel bij *Pisidium virginicum* („three specimens, cardinals and anterior laterals"), *Pisidium abditum* („totally and partly") en *Pisidium politum* („one specimen, totally reversed"). B. B. Woodward (1913) meldde slechts één „abnormaal" exemplaar en wel van *Pisidium pusillum* (= *P. nitidum*), „the left valve having two anterior lateral teeth"[1]).

Zelf vond ik in recent buitenlandsch materiaal van eenige tientallen localiteiten in Pommeren, Brandenburg en Holstein, niet meer dan één exemplaar met afwijkende denticulatie nl. *Pisidium nitidum* Jenyns (p-inversodont).

Fossiel trof ik het verschijnsel tot nog toe alleen aan bij Pisidium obtusale C. Pf. van oud-alluviale lagen van het eiland Möen (Denemarken). Op de ruim tweeduizend Pisidiumkleppen, die Dr. H. Schlesch

[1]) Uit de afbeelding, Plate XXI, fig. 35a, b, blijkt, dat ook de rechterschelp twee a-tanden bezit, zoodat wij hier waarschijnlijk met een supplementaire a-4 te doen hebben, in elk geval niet met een inversodont slot.

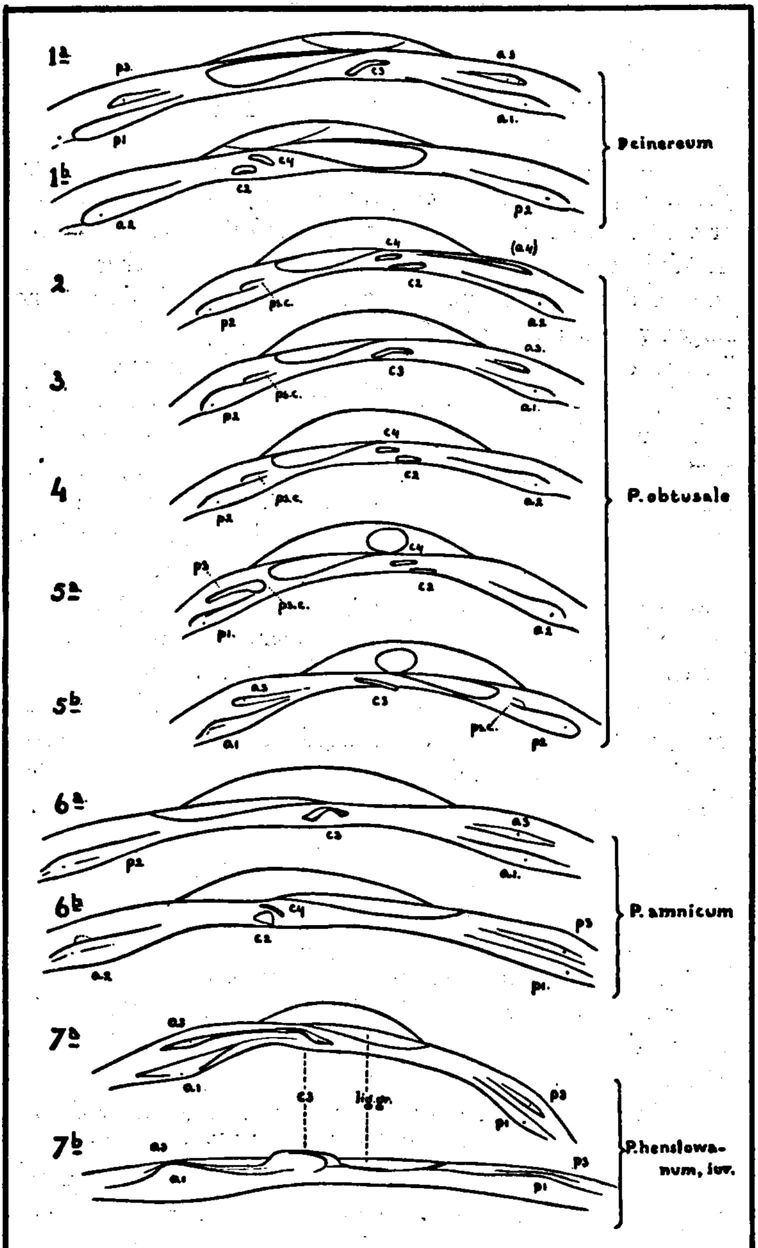
mij van deze vindplaats toezond, vond ik slechts één klep en wel met totale inversie. Bij het ruime fossiele Nederlandsche materiaal, dat ik van de Geologische Stichting te Haarlem en den Heer Germeraad ter inzage kreeg, en van holo- en plistoceenen ouderdom was, waren geen inversodonte exemplaren.

Bij een andere groep Cycladen, nl. het genus *Sphaerium* schijnt het veel algemeener te zijn, hoewel ik zelf aan de hand van de in Nederland voorkomende soorten *Sphaerium corneum*, *S. rivicola*, *S. solidum* en *S. lacustre* nog niet tot een dergelijke conclusie ben kunnen komen. Bryant Walker (1896) — naar mij bekend de eerste auteur die op inversodontie opmerkzaam maakt[1]), — onderzocht materiaal van *Sphaerium striatinum* en *S. simile* van 24 resp. 19 verschillende localiteiten en vond hierin totaal 10% resp. 16% inversodonte schelpen. V. Sterki (1898, l.c. p. 117) zegt, dat „reversion .... was seen in hundreds of specimens" bij *Sphaerium simile*, *S. striatinum*, *S. stamineum*, *S. flavum*, *S. fabale*, *S. nobile* en *S. primeanum*, in sommige localiteiten zelfs tot 20 à 30 % van de geheele populatie, en dat het „quite frequent" is bij o.a. *Sphaerium solidulum* (1922, l.c. p. 109). Bij andere soorten als *Sphaerium rhomboideum*, *S. occidentale* en *S. corneum*, evenals bij het genus *Calyculina* (= *Musculium*) schijnt het — aldus Sterki — zeldzaam te zijn.

T. van Benthem Jutting (1943, l.c. p. 186) meldt één exemplaar van *Sphaerium corneum* (p. inversodont) van Oegstgeest, tevens het mij tot nog toe eenige in ons land bekende exemplaar van dit genus.

Van andere groepen der Eulamellibranchia is mij het verschijnsel niet bekend, behalve de opmerking van V. Sterki (1922, l.c. p. 110), dat het „very rare" voorkomt bij Najaden. Het zou van belang zijn hiernaar een onderzoek in te stellen aan de hand van de in massa's aan onze kust te verzamelen soorten van de genera **Mactra**, **Cardium**, **Venus**, **Donax**, etc.

[1]) In 1872 beschreef S. Clessin Sphaerium **Dickeni**, n.sp., met als voornaamste kenmerk „in der linken Schale der vordere Zahn einfach und der hintere doppelt, in der rechten Schale .... der vordere doppelt und der hintere einfach"; m.i. betreft het hier een inversodont exemplaar van een aan de hand der oorspronkelijke beschrijving niet nader te identificeeren Sphaerium-soort.



Verklaring der afbeeldingen:

1a, linker-, 1b rechterklep, met totale inversodontie;
2 , linkerklep met supplementaire tand a4;
3 , linkerklep met inversie van a- en c-tanden;
4 , linkerklep met normale denticulatie;
5a, linker-, 5b rechterklep, met inversie der p-tanden;
6a, linker , 6b rechterklep, met inversie van a- en c-tanden;
7a, rechterklep, met verbindingsplooi tusschen c3 en a3
7b, idem, profielbeeld.

Vergr.: 1 t/m 5, en 7, ca. 40 ×; 6, ca 20 ×.

Het in de natuur niet aantreffen van de theoretische mogelijkheden I, II, V en VI, de gevallen dus, waarin een inversie der cardinalia en antero-lateralia onafhankelijk van elkaar verondersteld wordt, leidt tot de conclusie, dat er een zekere relatie tusschen deze tandgroepen moet bestaan. Ook uit de waarnemingen van Walker en Sterki, die bij *Sphaerium* en *Pisidium* alleen de sub III, IV en VII genoemde inversie aantroffen, blijkt, dat de a- en c-tanden, wanneer zij inverteeren, dit slechts in onderling verband doen. Deze conclusie vindt mi.. steun in een vergelijkend morphologisch onderzoek bij verwante families. Zoo vindt men in het slot van een aantal marine soorten met homologe slotelementen, een duidelijke verbindingsplooi tusschen a2 en c2 eenerzijds en a3 en c3 anderzijds. Zeer fraai is deze b.v. te zien bij jonge *Spisula solida*, waarin de genoemde tanden nog één geheel vormen, om pas bij het volwassen worden een meer zelfstandige positie in te nemen. Félix Bernard, die een uitvoerige studie van het slot der Lamellibranchia maakte, constateerde dit feit bij een groot aantal soorten uit de meest verschillende genera. In het algemeen zijn, volgens dezen auteur, de cardinalia de proximale voortzetting der antero-lateralia. Aan de hand van series embryonale en juveniele schelpen heeft hij deze ontstaanswijze vastgesteld; in de latere ontostadia verdwijnt de continuiteit voor het meerendeel, terwijl bij sommige groepen de differentiatie, door verschijning van supplementaire deelen en reductie van andere, zoo ver kan gaan, dat de herkomst der afzonderlijke tanden in volwassen kleppen uiterst moeilijk is vast te stellen.

Dr. Sterki, die in 1922 in een nauwkeurige studie de ontwikkeling van het slot van *Sphaerium*, *Pisidium* en *Musculium* beschrijft, komt in enkele opzichten tot een andere opvatting dan Bernard. Zoo nam hij in embryonaal materiaal geen verbinding tusschen de genoemde a- en c-tanden waar, terwijl hij op den embryonalen slotband het eerst de verschijning van c-tanden vaststelde, en daarna pas — onafhankelijk van deze — de laterale tanden.

Mogen de zienswijzen van enkele details uiteenloopen, hoofdzaak is hier het feit, dat er tusschen de genoemde tandparen blijkbaar een genetischen samenhang bestaat, ook al komt deze bij Cycladen niet of slechts incidenteel tot uiting in de vorming van een min of meer geprononceerde plooiachtige verbinding. Zoo'n verbinding heeft Dr. S t e r k i — naar hij mededeelt — bij Amerikaansche Cycladen nog nimmer waargenomen. Bij *Pisidium henslowanum* (S h e p p.) evenwel, die in Nearcticum slechts sporadisch schijnt voor te komen, doch in de voor haar geschikte biotopen een algemeene soort is in Nederland, vond ik zoo'n verbindingsplooi verscheidene malen duidelijk ontwikkeld. Het beeld is zoo regelmatig, dat men hier bezwaarlijk van een monstrueuze vorming kan spreken (fig. 7a en 7b) en eerder de gedachte aan terugslag opkomt.

Het zou in dit verband van belang zijn tertiaire en nog oudere Sphaeriidae te onderzoeken.

Oorzaak en wezen der inversodontie zijn nog open vragen. De meening, dat het verschijnsel eenvoudig berust op locale onderdrukking van bepaalde slotelementen en correlatieve vorming van andere, is m.i. niet juist. Deze verklaring heeft betrekking tot twee andere categoriën van slotafwijkingen, welke zoowel afzonderlijk als gecombineerd kunnen optreden, nl. reductie en suppletie van slotdeelen, doch die scherp van inversie gescheiden beschouwd dienen te worden. Algeheele reductie van een der cardinalia of ook der dorsaal gelegen lateralia vond ik incidenteel bij enkele *Pisidium*-soorten. Van supplementaire tanden ontmoette ik enkele goede voorbeelden bij *Pisidium obtusale* en *P. hibernicum*. Boven a2 komt hier een smalle plooi voor, grenzend aan de holte voor a3; een calleuze verdikking van de areola, homoloog aan de bij enkele *Astarte*-soorten regelmatig voorkomende a4.

De vermelding van beide slotafwijkingen is in dit verband in zooverre van belang, dat zij — vooral wanneer men alleen losse kleppen voor zich heeft — aanleiding zou kunnen geven tot verwisseling met inversodontie (fig. 2; b.v. met inversie der

a-tanden) en tot een onjuiste beoordeeling hiervan. Bij de onderscheiding moet men letten op regelmatige vorm en plaatsing der betreffende slotdeelen. Inversodontie is niet van monstrueuzen aard.

In twee gevallen (nos. 9 en 25) trof ik zelfs inversodontie aan, gepaard gaande met een der andere verschijnselen i.c. reductie.

Met de verkeerd gewondenheid der Gastropoden kan de inversodontie niet geparalleliseerd worden. Dit blijkt reeds duidelijk uit de partiëele inversie.

Dr. Sterki (1922, l.c. p. 110) betoogt ten slotte, dat het verschijnsel niet erfelijk is, daar hij inversodonte embryonen van normale exemplaren won en omgekeerd. In hoeverre hier rekening is gehouden met mogelijke heterozygote individuen is uit de beknopte beschrijving niet op te maken.

Zusammenfassung.

1. Inversodontion wurde bei den einheimischen *Cycladen* bisher nur beobachtet an *Pisidium amnicum, P. cinereum, P. henslowanum, P. nitidum, P. obtusale, P. subtruncatum, P. supinum* und *Sphaerium corneum.* Es ist in den Niederlanden jedoch eine seltene Erscheinung. Bei verschiedenen nearktischen *Sphaerien* kommen „reversed hinges" (V. Sterki) recht häuftig vor, bei *Najaden* jedoch sehr selten. An andern *Eulamellibranchiern* ist dem Verf. diese Schlossabweichung nicht bekannt.

2. Von den 7 theoretischen Möglichkeiten sind in Wirklichkeit nur 3 bekannt, nämlich Inversion der: 1e. a-Zähne; 2e. der a + c Zähne; 3e. der a + c + p Zähne.

3. Auf Grund positiver und auch negativer Angaben wird gefolgert, dass ein genetischer Zusammenhang zwischen a 2 und c 2 einerseits, und a 3 und c 3 andererseits bestehen muss, obwohl sich dieser in der Ontogenie normaler Individuen selten aüssert in der Bildung einer faltenartigen Verbindung. Der Schluss stützt sich weiter auf vergleichend morphologischen Beobachtungen an anderen Lamellibranchiern (vide F. Bernard l.c.). Es würde von Interesse sein die Phylogenie dieses Merkmals an tertiärem und prätertiärem Material zu studieren.

4. Inversodontion ist nicht monstruöser Art.

Allen denjenigen, die mir freundlichst Material zur Einsicht zusandten — insbesondere Frl. W. S. S. van Benthem Jutting und den Herren Dr. C. Bayer, Dr. J. Th. Henrard, W. H. Neuteboom, L. P. Pouderoyen, Dr. C. O. van Regteren Altena, Dr. H. Schlesch, Prof. Dr. Th. Schmierer, Dr. P. Tesch, Ing. A. Tetens und G. G. Wissema — bin ich sehr verpflichtet. Auch in Zukunft empfehle ich mich gerne ihrer Hilfe.

Literatuur.

van Benthem Jutting, W. S. S. en Kuiper, J. G. J.: De Lamellibranchia van het Naardermeer — Basteria, Vol. 7 1942, no. 3, p. 53-71.

van Benthem Jutting, T. —: Fauna van Nederland, afl. XII. Lamellibranchia — Leiden 1943 (ter perse).

Bernard, Félix: Première Note sur le développement et la morphologie de la coquille chez les Lamellibranches — Bull. Soc. Géol. France, sér. III, tome XXIII, 1895, p. 104-154 (aanwezig in Bibl. Geol Instit. Utrecht).

Clessin, S.: Der Schliessapparat der Cycladeen — Malak. Blätter, Bd. 19, 1872, p. 150-160.

— : Die Familie der Cycladeen — Nürnberg, 1879.

Odhner, Nils Hj.: Die Molluskenfauna der Tåkern — Sjön Tåkerns Fauna och Flora, Stockholm, 1929.

Pelseneer, P.: A Treatise on Zoology, Part. V. Mollusca — London 1906.

Sterki, Dr. V.: Some Studies on the Morphology of the Cycladidae — The Nautilus, Vol. XII, 1898, p. 117-119.

— : Some notes on the hinge of the Sphaeriidae — The Nautilus, Vol. XXXV, 1922, p. 104-117.

— : Sphaeriidae, palaearctic and nearctic. — The Nautilus, Vol. XL, 1926, p. 26-30.

Walker, Bryant: On certain abnormal Sphaeria — The Nautilus, Vol. IX, 1896, No. 12, p. 135.

Woodward, B. B.: Catalogue of the Britisch species of Pisidium (Recent and Fossil) — London 1913.